Bulmer M. G. The significance of protandry in social Hymenoptera // Amer. Natur.— 1983b.— 12, N 4.— P. 540—551.
Jfantidis M. D. Ontogenesis of the mite Varroa jacobsoni in worker and drone honeybee brood cells // J. Apicult. Res.— 1983.— 22, N 3.— P. 200—206.
Ruijter A., Pappas N. Karyotype and Sex determination of Varroa jacobsoni Oud. // Meeting of the EC Experts' Group ;Wageningen).— 1983.— P. 41—44.
Steiner J., Pompolo S., Takachashi C. S., Goncalves L. Cytogenetics of the acarid Varroa jacobsoni // Rev. Brasil. Genet.— 1982.— N 4.— P. 841—844.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 21.02.84

УДК 591.177:595.745

А. К. Бродский, В. Д. Иванов

РАБОТА АКСИЛЛЯРНОГО АППАРАТА РУЧЕЙНИКА

Среди большого числа работ, посвященных строению аксиллярного аппарата насекомых, лишь в немногих из них делается попытка осмысления структур корня крыла с позиции функционального подхода (Snodgrass, 1929; Boettiger, Furshpan, 1952; Pfau, Nachtigall, 1981 и др.). Однако в большинстве случаев функция отдельных мускулов и склеритов интерпретируется на основе особенностей морфологии, что подчас приводит к противоречиям в трактовке их роли в полете. В качестве примера можно сослаться на различную интерпретацию функции субалярной мышцы Снодграссом (Snodgrass, 1935) и Вебером (Weber, 1933).

Одной из причин противоречия в интерпретации роли различных элементов аксиллярного аппарата служит отсутствие полной картины движений, осуществляемых в корне крыла при взмахах. Суждение же о них на основании манипуляций с мертвыми фиксированными насекомыми, когда мышцы потеряли эластичность, а суставы подвижность — распространенная методическая ошибка. С целью ликвидации пробела в наших знаниях о том, как двигаются различные склериты в основании крыла во время полета, нами произведена высокоскоростная макросъемка работы аксиллярного аппарата одного из видов ручейников.

Для исследования были использованы гигантские ручейники (длина тела 26 мм, переднего крыла — 32 мм) *Semblis atrata* Gmel., пойманные в окр. Ленинграда. Высокоскоростную съемку крылового сочленения производили при помощи кинокамеры СКС-1М-16 со скоростью 2500 кадров в секунду на кинопленку 16 мм КН-4С. Кинокамера находилась сверху над грудью насекомого; был использован объектив «Индустар 50-2» в сильно выдвинутом положении. Освещение производили сбоку при помощи осветителя KV-1000 и зеркальной лампы мощностью 500 вт с использованием водяных тепловых фильтров. Полет насекомых инициировался путем отрыва ног от опоры, одновременно производилось обдувание со скоростью 0,2 м/с, достаточной для поддержания полета. Насекомое было приклеено за середину мезоскутума к энтомологической булавке, закрепленной в штативе. Поскольку участок, покрытый клеем, был невелик, а использованный нами клей («Момент-1») обладает эластичностью, примененный способ фиксации не повлиял на подвижность элементов груди и крыльев ручейника; в то же время только такой способ мог обеспечить постоянство положения груди в пространстве, что необходимо для макросъемки. Полученный кинонегатив хранится на кафедре энтомологии Ленинградского государственного университета.

Перед тем, как описать основные движения склеритов, происходящие в корне крыла в полете, необходимо остановиться на особенностях механики аксиллярного аппарата данного вида. Взаимное расположение склеритов, суставов и складок корня крыла показано на рис. 1. Движение крыла вверх и вниз обеспечивает серия шарнирных соединений, которые расположены между краем нотума и первым аксиллярным склеритом, между задним нотальным выступом и третьим аксиллярным склеритом. Особенно большое значение имеет шарнир между первым аксиллярным склеритом и двумя передними нотальными выступами,

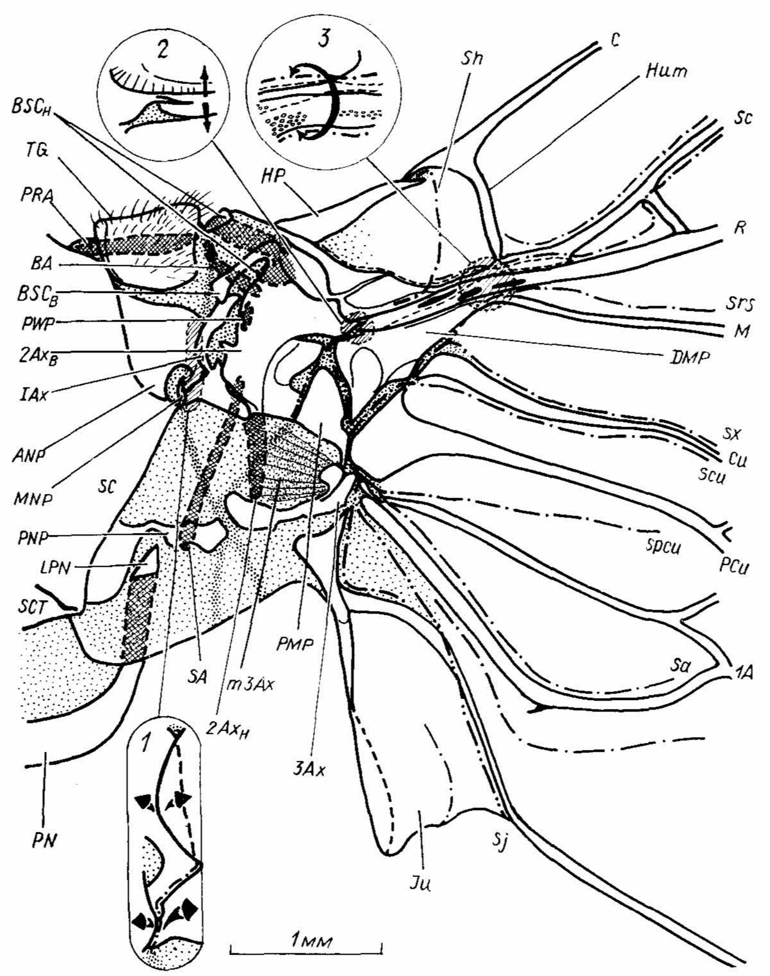


Рис. 1. Сочленение правого переднего крыла ручейника *Semblis atrata* Gmel., вид сверху:

ANP — передний нотальный выступ, Ax — аксиллярный склерит, BA — базалярный склерит, BSC — базисубкостальный склерит, DMP — дистальная медиальная пластинка, HP — гумеральная пластинка, Ju — югум, LPN — латеропостнотум, m3Ax — мышца третьего аксиллярного склерита, MNP — средний нотальный выступ, PMP — проксимальная медиальная пластинка, PN — постнотум, PNP — задний нотальный выступ, PRA — преалярный выступ, PWP — плейральный столбик, SA — субалярный склерит, SC — скутум, SCT — скутеллюм, TG — тегула; жилки: C — костальная, Sc — субкостальная, R — радиальная, M — медиальная, Cu — кубитальная, PCu — посткубитальная, 1A — первая анальная, Hum — гумеральная; складки: sh — гумеральная, srs — радиального сектора, sx — добавочная переднекубитальная, scu — кубитальная, spcu — посткубитальная, sa — анальная, sj — югальная. Штрихпунктирной линией обозначены вогнутые складки, пунктиром с двумя точками — выпуклые. Скрытые структуры показаны пунктиром, склериты на нижней поверхности крыла выделены сетчатой штриховкой; мембранозные участки пунктированы, плотность точек пропорциональна гибкости мембраны. Индексы «в» и «н» указывают на верхнюю и нижнюю поверхность крыла соответственно. Группы сенсилл на радиальной жилке выделены черной заливкой. Три основных шарнира отмечены косой штриховкой, их детальное устройство и направление движений (стрелки) показаны на отдельных рисунках: *1* — горизонтальный шарнир, *2* — вертикальный шарнир, *3* — торзионный шарнир.

действующий наподобие дверной петли, причем выпуклый средний нотальный выступ может ограничивать движение вверх, а передний выступ вогнут и способен ограничивать движение вниз. Средний и задний нотальные выступы имеют сужения в основаниях и способны к небольшим движениям: средний может отклоняться дистально, а задний — поворачиваться вперед.

Шарнир между вторым аксиллярным склеритом и радиальной жилкой (в противоположность вышерассмотренному — вертикальный шарнир) позволяет крыловой пластинке поворачиваться вперед и назад; при этом базисубкостале двигается вместе с крылом и вступают в работу

югальная складка и две сопутствующие ей вогнутые складки проксимальнее и дистальнее медиальных пластинок. Дистальнее вертикального шарнира на радиальной жилке развит сложный шарнир, обеспечивающий скручивание крыла вдоль его продольной оси и пересекающий радиус под острым углом. В этом месте имеется склеротизированный мостик, соединяющий субкостальную и радиальную жилки. Возле вершины дистальной медиальной пластинки находятся поля колоколовидных сенсилл.

Третий аксиллярный склерит шарнирно связан с задним нотальным выступом, нижним листком второго аксилляторного склерита, проксимальной медиальной пластинкой и основаниями жилок. Он способен поворачиваться вперед и вниз, а также назад и к телу; при этом его вершина двигается с большей амплитудой. Складывание крыла происходит по выпуклой югальной складке, которая начинается от шарнира на радиальной жилке и проходит между медиальными пластинками (рис. 1).

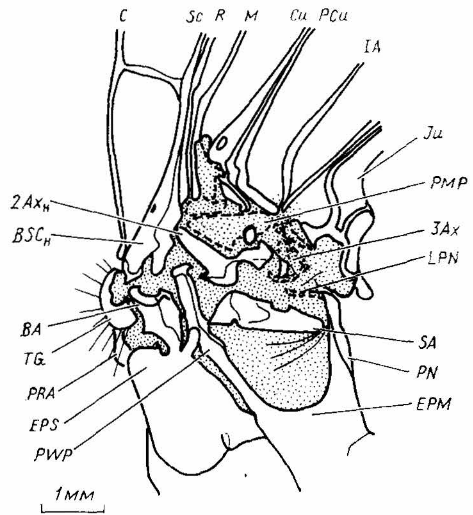


Рис. 2. Сочленение переднего крыла ручейника *Semblis atrata* Gmel., вид сбоку: EPM — эпимерон, EPS — эпистернум, остальные обозначения как на рис. 1.

Вершина плейрального столбика контактирует с крылом между нижними листками второго аксиллярного склерита и базисубкостале возле базального края передней части верхнего листка второго аксиллярного склерита (рис. 2). Нижний листок базисубкостале — самая мощная опорная структура на нижней поверхности крыла; он имеет 2 головки для сочленения с базалярным склеритом и преалярным выступом. Дистальнее второй головки имеется поле колоколовидных сенсилл. Шарнир в основании преалярного выступа обеспечивает его движение вперед — назад. Субалярный склерит способен к перемещениям вверх — вниз и, по-видимому, также вперед — назад. Некоторой подвижностью в направлении наружу — внутрь обладают базалярный склерит и плейральный столбик.

Движение крыла можно разделить на 4 отчетливые фазы: 1. опускание и поворот вперед, 2. поворот назад и начало супинации, 3. подъем и завершение супинации, 4. пронация и одновременное движение назад и к телу. Рассмотрим подробнее процессы, происходящие на каждом из этих этапов взмаха.

Опускание и поворот вперед (рис. 3, *А*). Под действием продольной спинной мускулатуры передняя фрагма сдвигается назад, а постнотум — вперед. Одновременно нотум выгибается вверх, причем в наибольшей степени это заметно на границе скутума и скутеллума, а также в районе среднего нотального выступа. Между краем нотума и первым аксиллярным склеритом вступает в действие горизонтальный шарнир: первый аксиллярный склерит, который ранее был повернут дистальным краем вверх, становится горизонтальным, а затем наклоняется вниз. Средний нотальный выступ по мере поворота первого аксиллярного склерита отодвигается от нотума. В целом движение напоминает раскрывание книги. Поскольку первый аксиллярный склерит жестко связан со вторым, движение передается и на него (оба эти склерита составляют как бы монолитную пластинку), и дистальный край второго аксиллярного склерита сильно наклоняется вниз, одновременно опу-

скается крыло и натягивается лигамент, соединяющий переднюю часть первого аксиллярного склерита с передним нотальным выступом.

Параллельно с процессом опускания происходит поворот крыла вперед и его наклон костальным краем вниз, т. е. пронация. Смещающийся вперед латеропостнотум толкает задний нотальный выступ, который поворачивается вперед вокруг сужения своего основания. В ре-

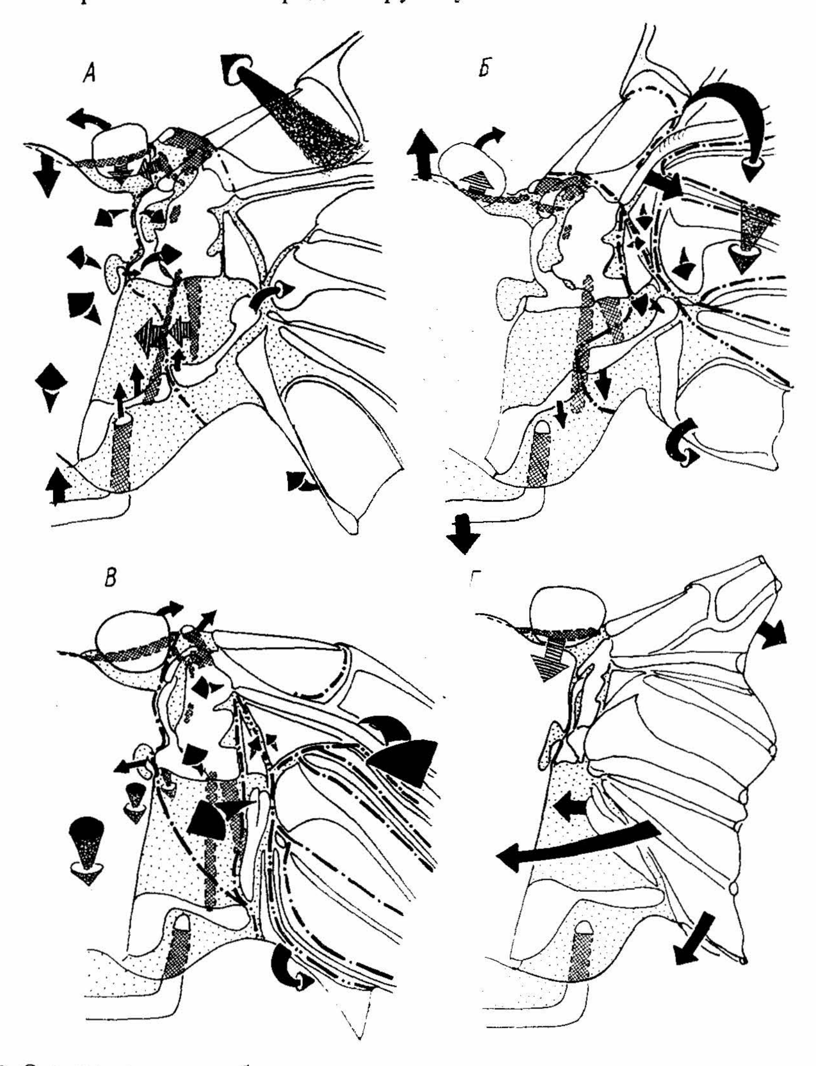


Рис. 3. Отдельные этапы работы крылового сочленения:

А — опускание и поворот вперед; *Б* — поворот назад и начало супинации; *В* — подъем и завершение супинации; *Г* — пронация и одновременное движение назад и к телу. Направление движений показано стрелками, полосатые стрелки указывают движение склеритов под крылом; остальные обозначения как на рис. 1.

зультате основание третьего аксиллярного склерита смещается вперед, а его вершина опускается вместе с крыловой пластинкой. В это же время преалярный выступ сдвигается назад, а тегула смещается к нему. Мембранозное пространство между тегулой и гумеральной пластинкой сокращается. Поворот крыла вперед осуществляется вокруг вертикального шарнира (рис. 1).

Очевидно, что опускание крыла совершается под действием продольной спинной мускулатуры, синергистом которой выступают мощная мускулатура субалярного склерита и, отчасти, более слабые база-

лярные мышцы. Поворот крыла вперед и его пронация, по-видимому, обеспечиваются мышцами преалярного выступа и базалярного склерита, которые через систему головок базисубкостале вызывают движение вперед и закручивание главной механической оси крыла (субкостальная и радиальная жилки). Крыло опускается в пронированном положении, его поверхность почти плоская.

Поворот назад и начало супинации (рис. 3, *Б*). Это — относительно краткий этап движения, когда продольная спинная мускулатура уже расслабилась, а действие дорсо-вентральных мышц еще не началось. Крыло совершает быстрое движение назад, при этом тегула смещается в сторону крыла, преалярный выступ и передняя фрагма возвращаются в первоначальное положение, постнотум отодвигается назад. Поворот крыла назад осуществляется за счет движения в вертикальном шарнире, при этом вступает в действие югальная складка, югум подгибается, а линия сочленения медиальных пластинок между собой становится выпуклой. Задний нотальный выступ поворачивается назад, одновременно приподнимаются вершина третьего аксиллярного склерита и связанные с ней основания жилок.

При начале супинации крыло поворачивается передним краем вверх, но поскольку область сочленения остается плоской, происходит перекручивание в основании. Это вызывает образование глубокой борозды, которой соответствуют складка впереди кубитальной жилки и в значительно меньшей степени складка радиального сектора и кубитальная. Радиальная жилка перекручивается при помощи уже описанного сложного торзионного шарнира. Одновременно становится заметной гумеральная складка, обеспечивающая подъем дистальной части костального поля крыла.

При просмотре кадров фильма смещение продольной оси крыла назад и супинация представляются как 2 этапа единого процесса, плавно переходящие один в другой и далее в подъем крыла. Силы, которые вызывают движение крыла назад и его супинацию, не совсем ясны. Смещение главной механической оси крыла назад, скорее всего, совершается за счет упругих сил, возникающих при расслаблении мышц, которые в фазе опускания вызвали ее движение вперед. Действие этих мышц через нижний листок базисубкостале было приложено к радиусу дистальнее вертикального шарнира. Именно в этом месте начинается движение назад, как только крыло оказывается в крайнем нижнем положении. Супинационное закручивание происходит дистальнее торзионного шарнира. Оно может быть вызвано особой трансформацией в этом шарнире перемещения радиальной жилки назад. Возможно также, что оно представляет собой раскручивание главной механической оси в результате прекращения действия сил, которые через склеротизированный мостик между Sc и R (рис. 1) вызвали пронацию крыла в фазе опускания. Как бы то ни было, отведение крыла назад и его супинация — два этапа единого процесса, возникающего как следствие расслабления мышц, которые в фазе опускания посылают вперед и пронируют крыло.

Подъем и завершение супинации (рис. 3, *В*). Крыло в супинированном состоянии поднимается и одновременно слегка отклоняется назад. Нотум под действием дорсо-вентральной мускулатуры уплощается, его край опускается. Одновременно первый аксиллярный склерит поворачивается дистальным краем вверх, разворачивая второй аксиллярный склерит и верхний листок базисубкостале; затем это движение передается крыловой пластинке. Третий аксиллярный склерит поворачивается передним краем вверх и далее к телу; при просмотре фильма хорошо заметно, как вздувается, напрягаясь, его мышца. Тегула окончательно возвращается в свое исходное положение, средний нотальный выступ приближается к нотуму.

Очевидно, что взмах крыла вверх совершается за счет дорсо-вентральной мускулатуры. Отведение крыла назад, сопровождающее подъ-

ем, менее понятно. Единственное объяснение, которое можно предложить — активное участие в этом процессе третьего аксиллярного склерита, вершина которого, поднимаясь, отводит крыло назад.

Пронация и одновременное движение назад и к телу (рис. 3, *Г*). На последнем этапе поднятое крыло сдвигается назад и поворачивается передним краем вперед и вниз, а задние края обоих крыльев смещаются по направлению друг к другу. Это движение обеспечивается, по-видимому, за счет мышцы третьего аксиллярного склерита, которая продолжает сокращаться, и одновременно происходит включение мышцы преалярного выступа и, возможно, базалярного склерита. Супинация крыла при этом сменяется пронацией.

Основание заднего крыла по устройству и функционированию в общих чертах сходно с передним. Сцепка с передним крылом не обязательна для нормальной работы заднего крыла.

Полученный кинофильм позволяет во всех деталях проследить за тем, как в процессе взмахов двигаются различные части основания крыла. К сожалению, этих сведений не всегда достаточно, чтобы обоснованно судить о функции мышц, производящих наблюдаемые перемещения. В целом, принцип приведения в движение дистальной лопасти крыла у исследованного нами вида сильно отличается от того, который был изучен для переднего крыла саранчи (Pfau, Nachtigall, 1981). Главное его отличие состоит в отсутствии трех шарнирно соединенных лопастей, взаимное расположение которых регулируется тонически сокращаемой мышцей третьего аксиллярного склерита. Судя по кадрам фильма, соответствующая мышца в аксиллярном аппарате ручейника — фазовый ремотор, так как она сокращается всего один раз в течение цикла, причем заметно, и способствует отведению крыла назад. По данным Каммер (Kammer, 1971), у бражника *Manduca sexta* мышца третьего аксиллярного склерита также фазовая и регулирует степень отведения крыла назад.

Функция коксосубалярной мышцы всегда вызывает наибольшие сомнения. На основании кадров фильма можно судить лишь о том, что она сокращается при опускании крыла. Другая, часто приписываемая ей функция — супинация крыла — не очевидна. Если допустить, что субалярная мышца, как у поденок (Бродский, 1975), включается позднее, чем продольная спинная, и находится в сокращенном состоянии в начале движения крыльев вверх, то она может, исходя из особенностей строения крылового сочленения, вызвать необходимый супинационный эффект. Решающим в выяснении функции субалярной мышцы должны стать электрофизиологические исследования.

Подводя итог рассмотрению особенностей движения в основании крыла исследованного вида, необходимо подчеркнуть большую роль упругих сил, возникающих при расслаблении определенных мышц. За счет этих сил осуществляются движение крыла назад и его супинация. Отведение крыла назад в фазе подъема происходит при активном участии структур (мышца третьего аксиллярного склерита, медиальные пластинки, югальная складка), которые ранее считались предназначенными для складывания крыльев в покое. Сложные движения крыловой пластинки обеспечиваются пространственно разделенными шарнирами, каждый из которых специализирован для выполнения какой-либо одной функции: подъема — опускания, движения вперед — назад и закручивания.

Wing Hinge Action in a Cadis-Fly. Brodsky A. K., Ivanov V. D.— Vestn. zool., 1986, No. 4.— The high-speed cine film was made in order to visualize the fore wing hings action in *Semblis atrata* Gmel. Shifting backwards and supination of the wing in the bottom of wing stroke performs by the forces of elasticity. There are three hinges of the wing base (horizontal, vertical, torsional) providing up-and-down, forward-backward and supinative movements, respectively. The muscle of pterale 3 is a phasic remotor during

upstroke. Backward shifting of the wing is performed by the mechanisms formerly supposed to fold the wing at rest.

Бродский А. К. Кинематика крыльев поденок и анализ механизма регуляции мощности, развиваемой в полете // Зоол. журн.— 1975.— 54, вып. 2.— С. 209—220.
Boettiger E. G., Furshpan E. The mechanics of flight movements in Diptera // Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole.— 1952.— **102**.— P. 200—211.
Kammer A. E. The motor output during turning flight in a hawkmoth, Manduca sexta // J. Insect Physiol.— 1971.— **17**, N 6.— P. 1073—1086.
Pfau H. K., Nachtigall W. Der Vorderflügel großer Heuschrecken als Luftkrafterzeuger. 11. Zusammenspiel von Muskeln und Gelenkmechanik bei der Einstellung der Flügelgeometrie // Journ. Comp. Physiol.— 1981.— **142**.— S. 135—140.
Snodgrass R. E. The thoracic mechanism of grasshoppers and its antecedents // Smithson. misc. Collect.— 1929.— **82**, N 2.— 111 p.
Snodgrass R. E. Principles of insect morphology.— N.-Y.; L.: McGraw-Hill Book Co., 1935.— 667 p.
Weber H. Lehrbuch der Entomologie.— Jena: Gustav Fischer.— 726 S.

Ленинградский университет им. А. А. Жданова Получено 05.04.84

УДК 595.773.4

Л. В. Карпенко

ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ И ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЖИРОВОГО ТЕЛА САМЦОВ КОМНАТНОЙ И ДОМОВОЙ МУХ

Роль синантропных мух в распространении кишечных инфекций и инвазий общеизвестна. Изучение физиологических и биохимических процессов, протекающих в организме этих насекомых, позволяет решать некоторые вопросы их экологии и управлять их численностью. Одним из показателей, характеризующих направленность изменений в вышеуказанных процессах, является состояние жирового тела. В связи с этим изучение жировой ткани синантропных мух представляется достаточно актуальным.

Исследование проведено на лабораторных культурах мухи комнатной (*Musca domestica* L.) и домовой (*Muscina stabulans* F11п.). Насекомых содержали в марлевых садках (20×20×20 см) в светлых термостатах при оптимальных условиях температуры и влажности. Мухи получали полноценное питание в виде корма, приготовленного из сухого молока, сахара и желатины. Для гистологического и гистохимического исследования жировое тело самцов с момента окрыления каждые сутки фиксировали в смесях Буэн — Дюбоск — Бразиля, Карнуа, Шабадаша, 4 %-ном формалине и формалин-кальции по Беккеру. Методы обработки материала описаны нами ранее (Карпенко, 1972).

У молодых самцов *M. domestica* и *M. stabulans*, подобно самкам, жировое тело представлено двумя образованиями: растворяющимся личиночным жировым телом, функционирующим еще у личинок и куколок, и имагинальным жировым телом, которое на преимагинальных стадиях мух находится в зачаточном состоянии, а у имаго разрастается и функционирует вместо личиночного.

У недавно окрылившихся самцов в полости тела располагается главным образом личиночное жировое тело. Как и у самок, это свободные округлые крупные клетки (трофоциты) с одним ядром в центре (рис. 1). Трофоциты заполнены в основном крупными (от 5,9 до 17,17 мкм), в меньшей степени мелкими гранулами (от 1,31 до 2,27 мкм) и вакуолями. Гистохимическими методами выявлена природа этих образований. Крупные гранулы представляют собой сложные жиро-белково-гликогенные комплексы, мелкие — жиро-белковые; маскирующиеся гранулами немногочисленные вакуоли содержат нейтральный жир. Подобно самкам, у молодых самцов между личиночными трофоцитами, около